

УДК 595.384.2(265.54)

## ПЛОДОВИТОСТЬ И УРОВЕНЬ ЭМБРИОНАЛЬНОЙ СМЕРТНОСТИ ЯПОНСКОГО МОХНАТОРУКОГО КРАБА *ERIOCHEIR JAPONICA* (CRUSTACEA: DECAPODA: VARUNIDAE) В ПРИМОРЬЕ

© 2015 г. М. В. Калинина

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
690950 Владивосток, переулок Шевченко, д. 4

E-mail: kalininamv@tinro.ru

Поступила в редакцию 22.01.2015 г.

Окончательный вариант получен 18.06.2015 г.

Исследована репродуктивная биология японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonica* (de Naan, 1835) в северной части его ареала. Установлено, что у *E. japonica* из водоемов Приморья в отличие от крабов, обитающих в центре ареала на Японских островах, доля яиц в первой кладке меньше, прямая зависимость между размерно-массовыми характеристиками самок и количеством яиц в третьей кладке отсутствует, уровень эмбриональной смертности выше. Потери яиц в течение эмбрионального периода в каждой из трех последовательных кладок составили соответственно 16%, 34% и 52% (в целом за период размножения – 28%), относительная плодовитость – в среднем около 43%. Отмечено, что особенности репродуктивной биологии японского мохнаторукого краба (моноцикличность, растянутый сезон размножения, порционный нерест, не прямое эмбриональное развитие, высокая плодовитость, относительно мелкие, богатые желтком яйца, пелагическая планктотрофная личинка, высокий уровень энергетических затрат на размножение, вынашивание яиц на плеоподах, высокий уровень эмбриональной смертности), относящегося к промежуточным стратегам, хорошо согласуются с его жизненной стратегией, позволяя виду достаточно успешно реализовывать свой репродуктивный потенциал в северной части ареала.

**Ключевые слова:** мохнаторукий краб, яйценосные самки, плодовитость, эмбриональная смертность, энергетические затраты, репродуктивная стратегия.

DOI: 10.7868/S0475145015060051

Плодовитость – важный параметр, характеризующий воспроизводительную способность животных, в том числе и ракообразных, который косвенным образом отражает приспособленность вида к определенному местообитанию (Clarke, 1987; Хмелева, 1988). Убыль численности на начальных стадиях онтогенеза в значительной степени зависит от условий обитания вида и служит одной из основных характеристик его репродуктивной стратегии (Kuris, 1991).

Японский мохнаторукий краб *Eriocheir japonica* (de Naan, 1835) – моноциклический вид с порционным нерестом и непрямым эмбриональным развитием, в его жизненном цикле присутствует катадромная нерестовая миграция (Kobayashi, Matsuura, 1995a, b). В южной части Приморья, на севере ареала, *E. japonica* населяет практически все реки и озера и относится к перспективным объектам прибрежного промысла и аквакультуры (Колпаков, Семенькова, 2012). Однако в настоящее время слабое его использование в промышленных целях связано, в первую очередь, с трудно прогнозируемыми флуктуациями численности. В

решении этой проблемы могут помочь марикультурные мероприятия, направленные на получение и расселение молоди краба в пригодные для обитания места. Эффективность подобных работ определяется полнотой знаний о биологии вида в определенных условиях обитания, его продукционных возможностях, механизмах формирования и реализации плодовитости, уровне смертности на ранних этапах онтогенеза. Кроме того, эти знания необходимы для понимания механизмов формирования численности поколений *E. japonica* и сохранения биологического потенциала этого субтропического вида на севере ареала, а также для организации рационального использования его ресурсов.

Работ, посвященных изучению плодовитости и эмбриогенеза этого вида, немного. В центральной части ареала – на юго-востоке п-ова Корея и Японских островах – подобные исследования проводили в основном в лабораторных условиях (Lee, Kho, 1993; Kobayashi, Matsuura, 1995a, b; Kobayashi, 2001). В Приморье, на севере ареала, плодовитость определяли у крабов, собранных в

естественных водоемах (Барабанщиков, 2002; Семенькова 2005). Результаты этих исследований показали, что самки *E. japonica* вынашивают до трех кладок в течение одного сезона размножения и количество яиц в каждой последующей кладке уменьшается. Однако цитируемые авторы при определении величины общей плодовитости не учитывали эмбриональную смертность. Цель настоящей работы — оценка реализованной и относительной плодовитости и определение величины эмбриональной смертности в течение репродуктивного цикла у *E. japonica* в Приморье.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Яйценосных самок мохнаторукого краба собирали в весенние и летние месяцы 2011–2013 гг. во внутреннем эстуарии реки Суходол (бассейн залива Петра Великого, Японское море). У самок штангенциркулем с точностью до 0.1 мм измеряли ширину карапакса (ШК), на электронных весах с точностью 0.1 г определяли массу особи (с клешнями и без них) и массу яиц.

Стадии эмбрионального развития яиц определяли, просматривая под микроскопом яйца, снятые с плеоподов живых самок (Kobayashi, Matsuura, 1995a). Среди яйценосных самок выделяли 4 группы: А — яйца в процессе дробления и гастрюляции, зародыш не виден (стадии 1–5 по: Kobayashi, Matsuura, 1995a), В — начало органогенеза, зародыш в виде полумесяца, без глазной пигментации, занимает до ½ объема яйца (стадии 6–9 по: Kobayashi, Matsuura, 1995a), С — зародыш с глазной пигментацией (начальные этапы формирования глаз) занимает более ½ объема яйца, желток представлен в виде двух больших или четырех небольших лопастей (стадии 10–15 по: Kobayashi, Matsuura, 1995a), D — зародыш с хорошо оформленными глазами и сформированными конечностями занимает более ¾ объема яйца, желток в виде двух небольших лопастей или отсутствует (стадии 16–18 по: Kobayashi, Matsuura, 1995a).

Яйценосных самок по объему яиц и степени изогнутости абдомена делили на три группы, соответствующих 1-ой, 2-ой и 3-ей кладкам, согласно методике, предложенной Кобаяси и Матсуура (Kobayashi, Matsuura, 1995b): А — яйца хорошо заметны снаружи, занимают большой объем под сильно изогнутым абдоменом, В — снаружи заметна небольшая часть яиц, абдомен изогнут в меньшей степени, С — все яйца находятся под практически плоским абдоменом.

Реализованную плодовитость (РП) определяли для каждой из трех последовательных кладок в начале и в конце инкубации у трех размерных групп яйценосных самок (ШК менее 45, 45–55 и более 55 мм). Для определения РП использовали весовой метод (Анохина, 1969; Низяев и др., 2006): взвешивали все яйца в кладке, снятой с плеоподов одной самки, подсчитывали число яиц

в навеске 500–1000 мг в камере Богорова и полученный результат пересчитывали на вес всей кладки. Эмбриональную смертность определяли для всего периода вынашивания по разнице РП в начале и в конце инкубационного периода у самок, составляющих модальную группу. Общую (суммарную) плодовитость определяли по количеству яиц, отложенных одной самкой в трех кладках; относительную плодовитость (ОП) рассчитывали как процентное отношение массы кладки в начале эмбриогенеза к массе самки без яиц (Хмелева, Голубев, 1984). Плодовитость подсчитали у 203 самок. Статистическую обработку данных проводили с помощью программ MS Excel и Statistica.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Реализованная плодовитость.* Средняя ширина карапакса яйценосных самок составила  $51.6 \pm 0.49$  мм (пределы: 36–69 мм), значимых различий этого показателя у самок, несущих на плеоподах 1-ю, 2-ю и 3-ю кладки не отмечено. Модальная группа (59% от общего числа исследованных особей) представлена самками с ШК от 45 до 55 мм. Количество яиц у самок в первых двух кладках было сопоставимо и варьировало в 1-ой кладке от 47.1 до 626.3 тыс. и от 62.0 до 507.5 тыс. — во 2-ой, но заметно уменьшалось в 3-ей кладке, составив 2.9–272.5 тыс. (табл. 1).

Сравнительный анализ РП разных размерных групп (ШК менее 45, 45–55 и более 55 мм) показал, что у самок, несущих 1-ю и 2-ю кладки плодовитость с увеличением размеров достоверно увеличивалась (рис. 1). У самок с 3-ей кладкой такой зависимости обнаружить не удалось. При этом средние значения РП в первых двух кладках у самок одной размерной группы достоверно не различались, а в 3-ей кладке были достоверно ниже (рис. 1).

Общая плодовитость, как и для РП, определялась у самок из разных размерных групп (табл. 1). Средняя величина этого показателя для самок с ШК менее 45 мм составила 275 тыс., для самок с ШК 45–55 мм — 463 тыс. и для самок с ШК более 55 мм — 882 тыс. яиц. По расчетным данным, доля яиц в 1-ой и 2-ой кладках была сопоставима и достигала соответственно 44 и 42%, а в третьей была значительно ниже — около 14%. В разных размерных группах этот показатель варьировал: в 1-ой кладке от 42.9 до 43.9%, во 2-ой — от 38.2 до 43.6% и в 3-ей — от 12.4 до 15.5%.

*Эмбриональная смертность.* При сравнении значений реализованной плодовитости в начале и в конце инкубационного периода у самок с ШК 45–55 мм (табл. 2), оказалось, что во всех трех кладках средние значения РП в начале эмбриогенеза (яйценосные самки группы А) были достоверно выше, чем в конце (самки группы D):  $p = 0.005$ , 0.022 и 0.049 в 1-ой, 2-ой и 3-ей кладках соответ-

**Таблица 1.** Реализованная и общая плодовитость у *E. japonica*

Ширина карапакса, мм	Количество яиц, тыс. шт.			
	1-я кладка	2-я кладка	3-я кладка	все кладки (суммарно)
<45	$\frac{118.8 \pm 12.2}{47.2-209.8}$	$\frac{112.6 \pm 10.4}{92.1-144.9}$	$\frac{43.5 \pm 7.2}{2.9-66.0}$	$\frac{274.9}{142.1-420.7}$
45–55	$\frac{203.4 \pm 9.1}{51.7-434.3}$	$\frac{201.9 \pm 17.0}{62.0-374.0}$	$\frac{57.6 \pm 14.2}{5.1-162.6}$	$\frac{462.9}{118.8-907.9}$
>55	$\frac{378.1 \pm 26.9}{205.1-626.3}$	$\frac{367.3 \pm 32.6}{186.7-507.5}$	$\frac{136.8 \pm 21.5}{20.2-272.5}$	$\frac{882.2}{412-1406.3}$

Примечание. Значения приведены в виде среднего и его ошибки (над чертой) и пределов изменчивости (под чертой).

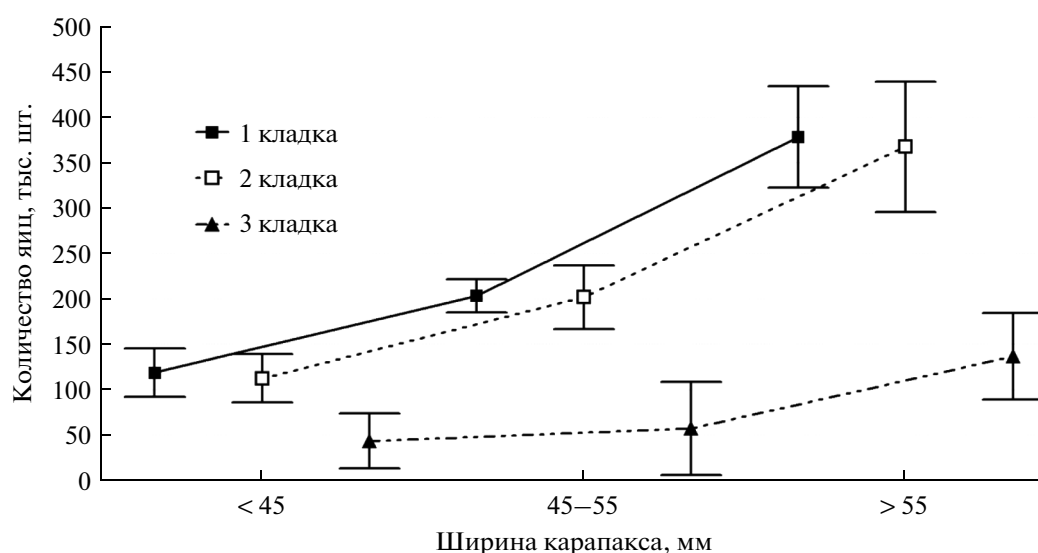
**Таблица 2.** Реализованная плодовитость у *E. japonica* в начале и в конце инкубации

Стадия эмбриогенеза	Количество яиц, тыс. шт.		
	1-я кладка	2-я кладка	3-я кладка
Стадия А	$\frac{234.5 \pm 12.1}{196.7-265.8}$	$\frac{201.8 \pm 21.3}{127.1-374.0}$	$\frac{93.7 \pm 26.1}{11.4-274.8}$
Стадия D	$\frac{173.3 \pm 11.1}{98.8-285.2}$	$\frac{132.4 \pm 19.2}{62.0-264.4}$	$\frac{45.2 \pm 11.9}{0-118.9}$

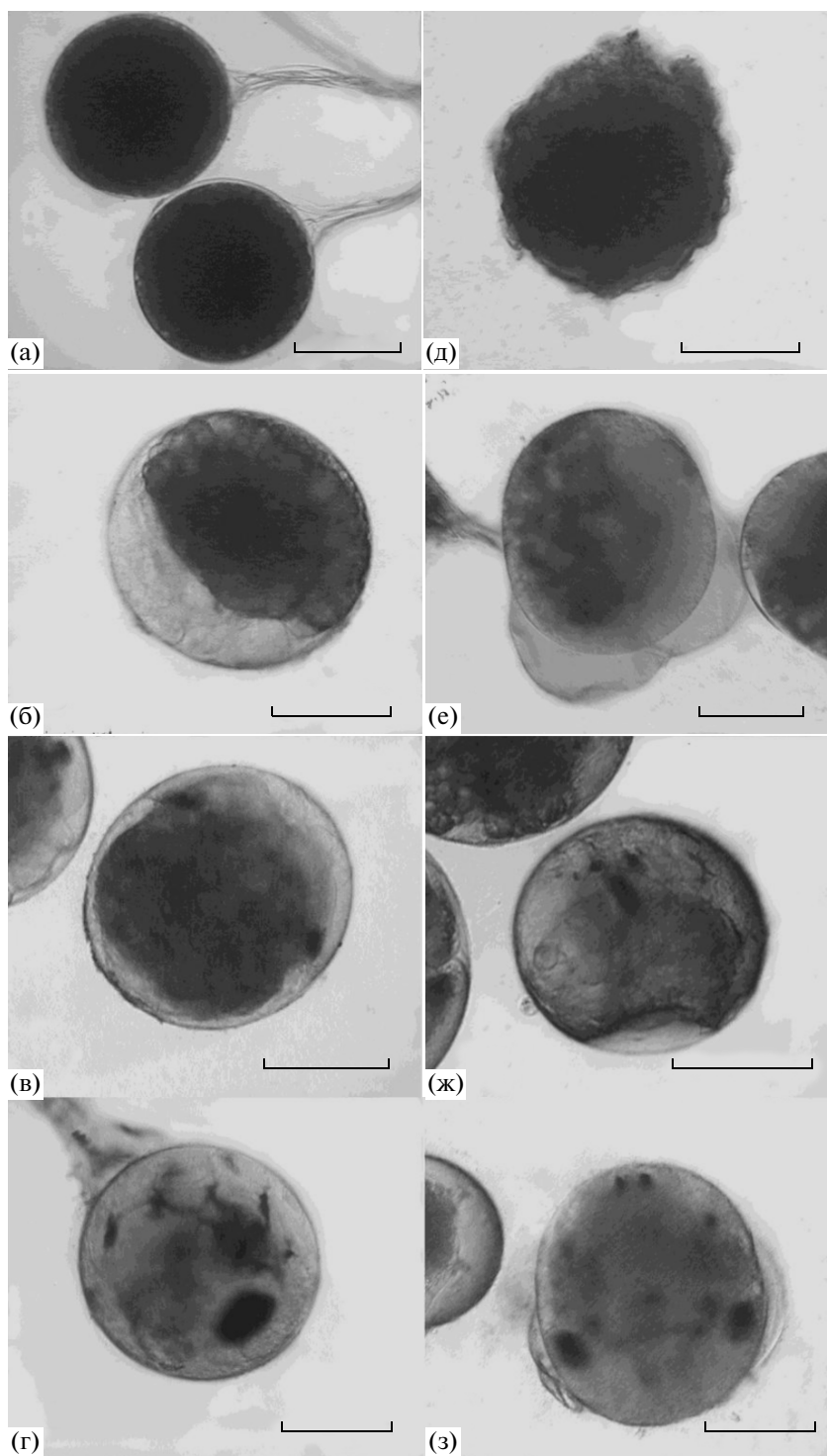
Примечание. Значения приведены в виде среднего и его ошибки (над чертой) и пределов изменчивости (под чертой).

ственно, уровень значимости 0.95. Разница между этими значениями, показывающая потери яиц при инкубации, в 1-ой кладке составила 16%, во 2-ой кладке – 34% и в 3-ей кладке – 52%. То есть величина эмбриональной смертности возрастает в каждой последующей кладке в 1.5–2 раза. В це-

лом за период размножения, в пересчете на все три кладки, она составила 28%. По нашим наблюдениям, гибель эмбрионов отмечается на разных стадиях эмбриогенеза: погибшие эмбрионы встречались в кладках самок, относящихся ко всем четырем группам (рис. 2).



**Рис. 1.** Количество яиц в разных размерных группах *E. japonica*. (■), (□), (▲) – среднее арифметическое, (I) – доверительный интервал, уровень значимости 0.95.



**Рис. 2.** Эмбрионы *E. japonica* на разных стадиях развития. (а–г) – нормально развивающиеся эмбрионы, (д–з) – с аномалиями развития/погибшие эмбрионы. Масштаб: 200 мкм.

*Относительная плодовитость.* Определение ОП (индекс генеративно-соматического роста, репродуктивное усилие) у самок проводили для оценки величины относительных затрат вещества и энергии на размножение в течение репродуктивного цикла. По нашим данным, среднее зна-

чение величины ОП у японского мохнаторукого краба в каждой последующей кладке достоверно снижается:  $p = 0$ , уровень значимости 0.95 (табл. 3).

С учетом порционного нереста и трех возможных кладок, в целом величина ОП у *E. japonica* составляет 42.8% (пределы: 23.2–59.4%). Достовер-

Таблица 3. Относительная плодовитость у *E. japonica* в разных кладках

Статистические показатели	Относительная плодовитость, %		
	1-я кладка	2-я кладка	3-я кладка
$M \pm m$	20.4 ± 0.88	15.0 ± 0.92	7.4 ± 0.95
Min–Max	12.5–25.9	9.9–20.3	0.8–13.2

Примечание. Значения приведены в виде среднего и его ошибки.

ность различий между средними значениями ОП и отсутствие таковых между аналогичными значениями РП объясняются тем, что при расчете ОП учитывались кладки с яйцами только на начальных стадиях эмбриогенеза, а при расчете РП – на всех стадиях, без учета эмбриональной смертности. Кроме того, в отличие от РП – абсолютного количественного показателя, величина ОП – относительного количественного показателя – мало зависит от массы самки.

### ОБСУЖДЕНИЕ

У *E. japonica*, обитающего в водоемах Приморья, по сравнению с особями из центральной части ареала, жизненный цикл имеет ряд особенностей. Это наличие одной, а не двух сезонных группировок в период размножения, сокращение сезона размножения и появление такого этапа, как зимовка (Колпаков, Семенькова, 2012). В половом цикле маргинальной популяции *E. japonica* отмечаются изменения в сезонной динамике стадий зрелости гонад и смещение сроков нереста на более поздние (Семенькова, Калинина, 2006; Калинина, Колпаков, 2008; Калинина и др., 2009). Известно, что ракообразные характеризуются высокой репродуктивной пластичностью: самки одного размера или массы в разных условиях обитания различаются по своим продукционным характеристикам (Clark, 1987; Байчоров, 1993; van den Brink, 2013). Особенно это проявляется на окраинах ареала, где на животных оказывает влияние комплекс неблагоприятных факторов среды.

Важным показателем, определяющим величину генеративного прироста ракообразных за полный жизненный цикл является общая плодовитость. В Японии величина общей плодовитости у *E. japonica* варьирует от 230 до 980 тыс. яиц у самок с ШК 40–70 мм, и на долю яиц в 1-ой кладке приходится более 50% от величины общей реализованной плодовитости (Kobayashi, 2001). Отмечено, что во всех трех кладках между количеством яиц и размерно-массовыми показателями самок существует прямая зависимость, а достоверные различия между количеством яиц в начале и в конце инкубационного периода отсутствуют. Полученные нами результаты для реки Суходол сопоставимы с данными других авторов: общая плодовитость у самок с ШК 50–54 и 65–69 мм из р. Амба Приморского края составляет соответ-

ственно 538 и 854 тыс. (Семенькова, 2005). Для ракообразных, имеющих только один репродуктивный цикл, характерно снижение количества яиц в каждой последующей кладке (Begon, Parker, 1986; Ito, 1997). Однако по нашим данным значимых различий между количеством яиц в первых двух кладках не наблюдается. При этом доля яиц в 1-ой кладке составляет около 44% от величины общей реализованной плодовитости, а по данным Кобаяси (Kobayashi, 2001) в водах Японии она варьирует от 50 до 60%. По нашему мнению, эти различия объясняются особенностями полового цикла у крабов, обитающих в разных частях ареала. В водоемах Приморья самки зимуют со зрелыми гонадами, и в течение зимовки часть ооцитов резорбируется (Калинина и др., 2009), в то время как в реках Японии они откладывают яйца сразу после роста и созревания гонад (Kobayashi, Matsuura, 1995 b; Kobayashi, 2003a).

У самок ракообразных, вынашивающих яйца на плеоподах, обычны потери яиц при инкубации, происходит смертность на эмбриональном этапе онтогенеза, и чем выше стадия эмбрионального развития, тем меньше яиц остается на плеоподах (Kuris, 1991). В работах других авторов, содержащих сведения о плодовитости *E. japonica* в Приморье, отсутствуют данные о потерях яиц в течение инкубационного периода (Барабанщиков, 2002; Семенькова 2005). Результаты же наших исследований показали, что гибель эмбрионов наблюдается во всех трех кладках и в целом за период размножения составляет около 30%. При этом величина эмбриональной смертности возрастает в каждой последующей кладке в 1.5–2 раза и в 3-ей кладке составляет более 50%. С нашей точки зрения, именно высокой эмбриональной смертностью можно объяснить отсутствие прямой зависимости между размерами самок и количеством яиц в 3-ей кладке, отмечаемое как нами, так и другими авторами для рек Амба и Раздольная (Семенькова, 2005). Кобаяси (Kobayashi, 2001) также указывает на отсутствие значимых различий между количеством яиц в начале и в конце инкубационного периода во всех трех кладках при содержании самок *E. japonica* в искусственных условиях. Однако в более ранних своих работах он отмечает присутствие нежизнеспособных эмбрионов, преимущественно в 3-ей кладке, у самок, собранных в прибрежье Японских островов в префектуре Фуку-

ока (Kobayashi, Matsuura, 1995 b). Можно предположить, что отмеченная им высокая выживаемость эмбрионов связана с благоприятными условиями содержания крабов, либо с недостаточным количеством исследованных особей: плодовитость определяли в начале и в конце инкубации в трех кладках у 74 яйценосных самок с ШК 40–70 мм (Kobayashi, 2001). Известно, что в пределах толерантных условий плодовитость у ракообразных существенно возрастает с увеличением размеров и массы тела (Hines, 1982; Хмелева, 1988). С учетом этой зависимости, числа исследуемых групп самок и высокой индивидуальной вариативности данного показателя даже внутри одной размерной группы, такого количества самок для статистического подтверждения потерь яиц при инкубации, возможно, оказалось недостаточно.

Средние значения эмбриональной смертности у разных видов Decapoda варьируют в широких пределах, при этом отмечается довольно значительный их разброс даже у представителей одного вида (Oh, Hartnoll, 1999; Penha-Lopes et al., 2007; Lara, Wehrtmann, 2009; Калинина, Дробязин, 2010). У представителей Decapoda, вынашивающих эмбрионов на плеоподах, величина этого показателя обычно не превышает 50%. В числе причин эмбриональной смертности, помимо факторов внешней среды, могут выступать нарушения эмбрионального развития, материнский каннибализм, эмбриональное хищничество, паразитизм (Kuris, 1991; Lardies, Wehrtmann, 2001). Эмбриональные потери бывают связаны с недостаточным хорошим прикреплением яиц к плеоподам, либо с размером самок: отмечается, что успешность вынашивания яиц у мелких особей выше, чем у крупных (Даутов и др., 2004; Penha-Lopes et al., 2007). Увеличение объема яиц в процессе эмбриогенеза приводит к ухудшению аэрации эмбрионов, связанному с ограниченностью места под абдоменом, и также повышает уровень эмбриональной смертности (Brante et al., 2003). Самки *E. japonica* вынашивают яйца в эстуарной и прибрежной зонах, так называемой “пульсирующей системе”, которая характеризуется сложной циркуляцией вод и существенными изменениями температуры и особенно солености в течение коротких промежутков времени (Kobayashi, Matsuura, 1995b; Большаков, Барабанщиков, 2011). В Приморье в местах обитания яйценосных самок температура воды в течение периода размножения может меняться от 6.5 до 32°C, а соленость в течение суток — от 4 до 31‰, то есть в пределах, выходящих за границы критических (Барабанщиков, 2002; Колпаков, Семенькова, 2012). Несмотря на то, что мохнаторукий краб является эврибионтным видом, подобные резкие колебания факторов среды не могут не оказывать негативного влияния как на самих яйценосных самок, так и на эмбрионы. Условия же обитания у границы ареала только усугубляют это влияние, осо-

бенно в конце репродуктивного периода (в августе), который характеризуется в Приморье самыми высокими температурами. На их фоне возрастает интенсивность метаболических процессов, увеличивается потребность в кислороде и общая нагрузка на организм и, как следствие, вероятность возникновения различных патологий и инвазий, ведущих к гибели эмбрионов. Кроме того, к концу периода размножения самки *E. japonica* обычно утрачивают часть ходильных ног, что затрудняет или делает практически невозможной аэрацию эмбрионов. Поэтому существенное возрастание величин эмбриональной смертности в каждой последующей кладке можно объяснить влиянием на эмбрионов комплекса абиотических и биотических факторов, синергетический эффект от действия которых увеличивается к концу репродуктивного периода и совпадает с окончанием жизненного цикла *E. japonica*.

Многие авторы рассматривают долю генеративной составляющей в кумулятивной продукции особи как энергетический критерий, отражающий величину относительных затрат вещества и энергии на образование половых продуктов и характеризующий репродуктивные возможности вида (Пианка, 1981; Clarke, 1987; Романовский, 1989). У самок ракообразных в период размножения происходит значительное перераспределение вещественно-энергетических ресурсов в сторону воспроизводства, и величина относительной плодовитости у представителей Decapoda обычно составляет более 30% (Hines, 1982; Хмелева, 1988; Байчоров, 1993; Hartnoll, 2006). По нашим данным, у *E. japonica*, обитающего в Приморье, относительная плодовитость в среднем составляет около 43%. Отмеченный при этом разброс индивидуальных значений ОП объясняется, в первую очередь, неоднородностью возрастного состава самок, участвующих в размножении (Байчоров, 1982; Kobayashi, 1999). Считается, что у ракообразных значения относительной плодовитости достаточно стабильны в пределах ареала, что, вероятно, связано с генетической закрепленностью определенного уровня затрат вещества и энергии на образование яйцекладки в зоне толерантных температур, однако отмечается возрастание этого показателя у маргинальных популяций (Хмелева, Голубев, 1984; Clarke, 1987; Lovring et al., 2005). К сожалению, из-за отсутствия данных невозможно сравнить величину относительной плодовитости у *E. japonica*, обитающего в Приморье и в других частях ареала.

Для моноциклических видов, к которым относится мохнаторукий краб, соотношения соматического и генеративного компонентов в организме особенно показательны. Считается, что они более интенсивно, чем полициклические виды, и в большем объеме используют вещественно-энергетические ресурсы на размножение (Calow, 1973; Woollhead, Calow, 1979; Пианка, 1981), хотя не все

авторы с этим согласны (Байчоров, 1989, 1993). Помимо энергозатрат на образование половых продуктов, у самок ракообразных с выраженным инкубационным периодом определенная часть этих затрат идет на вынашивание эмбрионов. Многие исследователи отмечают значительное увеличение уровня энергетического метаболизма (особенно на поздних стадиях эмбриогенеза) у яйценосных самок по сравнению с одноразмерными самцами и самками без яиц (Hartnoll, 1985, 2006; Хмелева, 1988). Кроме того, в жизненном цикле *E. japonica* присутствует катадромная миграция для размножения, также требующая существенных энергетических трат, связанных как с самой миграцией, так и с усилением осморегуляции (Карандеева, 1966; Солдатов, 1997). В Приморье миграцию для размножения осуществляют особи краба, пережившие зимовку, то есть в определенной степени ослабленные. По мнению японских исследователей (Kobayashi, Matsuura, 1995c, Kobayashi, 2003b), именно повышенные энергозатраты в ходе катадромной миграции и репродукции приводят к гибели крабов после одного растянутого сезона размножения, в течение которого самки откладывают до трех кладок. О степени истощения и снижении жизнеспособности крабов к концу периода размножения, помимо утраты ими конечностей, свидетельствует и высокая степень обрастания экзоскелета различными комменсалами: усоногими раками, водорослями, гидроидными полипами, мшанками и др. (Kobayashi, Matsuura, 1994; Барабаншиков, 2002; Колпаков, Семенькова, 2012).

Очевидно, что среда обитания является для организма не только источником энергии, но и различных повреждающих воздействий, способных ускорить его гибель. Согласно теории оптимизации жизненного цикла и эволюционно оптимальной стратегии распределения энергии, при возрастании смертности взрослых особей от внешних причин приоритеты в расходовании энергии сдвигаются в пользу репродукции, в ущерб текущему выживанию, что приводит к сокращению продолжительности жизни организма (Stearns, 1992, 2000; Gasser et al., 2000; Терехин, Будилова, 2001 и др.). Японский мохнаторукий краб относится к моноциклическим видам и его жизненная стратегия характеризуется высокими затратами на репродукцию, что приводит к завершению онтогенетического цикла сразу после размножения: гибель самцов наступает вскоре после нереста, а самок — после завершения инкубационного периода и выхода личинок. Утверждение о существовании только двух жизненных стратегий носит относительный характер, поскольку между ними существуют переходы, обусловленные, в первую очередь, сложным комплексом экологических факторов (Пианки, 1981). При этом каждый объект (вид, популяция, группа особей) следует рассматривать как r- или K-стратега лишь по

отношению к другому подобному объекту, так как существует большое разнообразие репродуктивных стратегий на видовом и популяционном уровнях и даже их смена в онтогенезе (Шатуновский, Рубан, 2009). У ракообразных различие на два основных типа репродуктивных стратегий основано на степени заботы вида о потомстве: слабой или хорошо развитой (Иванова-Казас 1979; Хмелева, 1988). У *E. japonica* относительно невысокая, особенно в центральной части ареала, величина эмбриональной смертности является результатом хорошо развитой заботы о потомстве, которая проявляется через вынашивание яиц на плеоподах, что является признаком K-стратегии. Однако он также обладает признаками r-стратега, к которым относится моноциклия, порционный нерест, растянутый сезон размножения, высокая плодовитость, мелкие яйца и пелагическая планктотрофная личинка. Следовательно, *E. japonica* является “промежуточным” K-r-стратегом. Согласно классификации репродуктивных стратегий креветок (Судник, 2008), *E. japonica* можно отнести к “псевдо-K”-стратегам, так как он обладает средне выраженными признаками r-стратегии с тенденцией к K-стратегии, которая проявляется в усилении заботы о потомстве через вынашивание эмбрионов.

Репродуктивные стратегии отражают приспособленность вида к конкретной среде обитания, в условиях которой система адаптаций обеспечивает достижение популяцией квазиустойчивого и расширенного воспроизводства (Касьянов, 1989). Японскому мохнаторукому крабу приспособительные адаптации позволяют реализовывать свой воспроизводительный потенциал в изменчивых гидрологических условиях обитания. В Приморье, по сравнению с центральной частью ареала, в условиях дефицита тепла, значительного сезонного диапазона температур и появления в жизненном цикле *E. japonica* неблагоприятного периода — зимовки, механизмы формирования и реализации им плодовитости несколько изменяются и приобретают ряд особенностей. Отмечается уменьшение доли яиц в первой кладке до 40% от величины общей реализованной плодовитости за счет резорбции ооцитов в период зимовки (по сравнению с 50–60% в центре ареала), отсутствие прямой зависимости между размерно-массовыми характеристиками самок и количеством яиц в третьей кладке из-за высокой эмбриональной смертности (более 50% в 3-ей кладке), более высокий уровень эмбриональной смертности в течение всего репродуктивного периода, который достигает 28%, что объясняется, в первую очередь, суровыми условиями существования *E. japonica* на северном краю ареала. Установлено, что величина относительной плодовитости у *E. japonica*, с учетом порционного нереста и трех возможных кладок, составляет около 43%, что указывает на высокий уровень затрат вещества и энергии на

образование яйцекладок. Дополнительные энергозатраты на катадромную миграцию крабов для размножения и на вынашивание эмбрионов самками приводят к завершению онтогенетического цикла *E. japonica* после единственного периода размножения, что хорошо согласуется с его жизненной стратегией и эволюционно оптимальной стратегией распределения энергии. Сопоставимость величин общей реализованной плодовитости у самок, обитающих в Приморье и на Японских островах, указывает, что продукционные параметры *E. japonica* позволяют ему достаточно успешно реализовывать свой репродуктивный потенциал на севере ареала.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб: монография. М.: Наука. 1969. 271 с.
- Барабанищikov Е.И. Японский мохнаторукий краб (*Eriocheir japonicus* de Naan) эстуарно-прибрежных систем Приморского края // Изв. Тихоокеан. научно-исслед. рыбохоз. центра. 2002. Т. 131. С. 228–248.
- Байчоров В.М. Экологическое значение возрастного изменения плодовитости у ракообразных // Журнал общей биол. 1982. Т. 43. № 6. С. 842–846.
- Байчоров В.М. Оценка гипотезы цены размножения на примере ветвистоусых ракообразных // Журнал общей биол. 1989. Т. 50. № 2. С. 277–282.
- Байчоров В.М. Сравнительный анализ генеративных показателей у экологически различных видов ракообразных // Экология. 1993. № 3. С. 49–56.
- Большаков С.Г., Барабанищikov Е.И. Эстуарно-прибрежные системы, типизация и деление эстуарных зон // Тез. докл. IV Междунар. Науч.-практ. Конф. “Морские прибрежные экосистемы”. Южно-Сахалинск. 19–22 сент. 2011. СахНИРО. 2011. С. 12.
- Даутов С.Ш., Попова Л.И., Бегалов А.И. Плодовитость травяного чилима *Pandalus kessleri* (Decapoda: Pandalidae) у южных Курильских островов // Биология моря. 2004. Т. 30. № 3. С. 230–235.
- Иванова-Казас О.М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие. АН СССР, ДВО, ИБМ. М.: Наука. 1979. 224 с.
- Калинина М.В., Задорожный П.А., Винникова Н.А. Особенности полового цикла и изменение содержания каротиноидов в яичниках на разных стадиях зрелости японского мохнаторукого краба, обитающего в реках Приморья // Онтогенез. 2009. Т. 40. № 3. С. 222–230.
- Калинина М.В., Дробязин Е.Н. Плодовитость шримс-медвежонка (Crustacea, Decapoda, Crangonidae) в заливе Петра Великого (Японское море) // Известия ТИНРО. 2010. Т. 161. С. 92–100.
- Калинина М.В., Колтаков Н.В. Особенности репродуктивного цикла японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonica* в реках Приморья // Материалы науч. конф. “Современное состояние водных биоресурсов”. Владивосток. 25–27 марта 2008. Владивосток. 2008. С. 112–114.
- Карандеева О.Г. Процессы, обеспечивающие осморегуляцию у водных беспозвоночных / Физиология морских животных. М.: Наука. 1966. С. 176–232.
- Касьянов В.Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука, 1989. 179 с.
- Колтаков Н.В., Семеновна Е.Г. Японский мохнаторукий краб Приморья. Владивосток: ТИНРО-центр. 2012. 160 с.
- Низяев С.А., Букин С.Д., Клитин А.К., Первеева Е.Р., Абрамова Е.В., Крутченко А.А. Пособие по изучению промысловых ракообразных ДВ морей России: монография. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 2006. 114 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир. 1981. 399 с.
- Романова З.А. Эколого-энергетическая оценка репродукции бентосных морских ракообразных: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Севастополь. 1978. 24 с.
- Романовский Ю.Э. Современное состояние концепции стратегии жизненного цикла // Биол. науки. 1989. № 11. С. 18–31.
- Семеновна Е.Г. Некоторые вопросы биологии японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus*, связанные с его размножением // Изв. Тихоокеан. научно-исслед. рыбохоз. центра. 2005. Т. 143. С. 52–62.
- Семеновна Е.Г., Калинина М.В. Личинный процесс и половое созревание японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonicus* в водоемах Приморья // Вопросы рыболовства. 2006. Т. 7. № 2(26). С. 238–250.
- Солдатов А.А. Кислородно-диссационные свойства крови и состав внутриэритроцитарной среды у морских рыб с различной двигательной активностью // Журн. Эвол. Биохимии и физиологии. 1997. Т. 33. № 6. С. 607–614.
- Судник С.А. Экологические аспекты репродуктивных стратегий креветок // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Калининград. 2008. 26 с.
- Терехин А.Т., Будилова Е.В. Эволюция жизненного цикла: модели основанные на распределении энергии // Журнал общей биологии. 2001. Т. 62. № 4. С. 286–295.
- Хмелева Н.Н. Закономерности размножения ракообразных. М.: Наука и техника. 1988. 208 с.
- Хмелева Н.Н., Голубев А.П. Продукция кормовых и промысловых ракообразных. Минск: Наука и техника 1984. 216 с.
- Шатуновский М.И., Рубан Г.И. Экологические аспекты возрастной динамики показателей воспроизводства рыб // Экология. 2009. № 5. С. 339–347
- Begon M., Parker G.A. Should egg size and clutch size decrease with age? // Oikos. 1986. V. 47. P. 293–302.
- Brante A.M., Fernandez L. Eckerle, Mark F., Pörther H.-O., Arntz W. Reproductive investment in the crab *Cancer setosus* along a latitudinal cline: egg production, embryo losses and embryo ventilation // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2003. V. 251. P. 221–232.
- Clarke A. Temperature, latitude and reproductive effort // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987. V. 38. P. 89–99.
- Gasser M., Kaiser M., Berrigan D., Stearns S.C. Life-history correlates of evolution under high and low adult mortality // Evolution. 2000. V. 54. P. 1260–1272.
- Hartnoll R.G. Growth, sexual maturity and reproductive output. In: Factors in adult growth (ed. Wenner A.M.). Crustacean Issues. V. 3. Rotterdam: A.A. Balkema. 1985. P. 101–128.



- Hartnoll R.G. Reproductive investment in Brachyura // Hydrobiologia. 2006. V. 557(1). P. 31–40.
- Hines A.H. Allometric constraints and variables of reproductive effort in brachyuran crabs // Mar. Biol. 1982. V. 69. P. 309–320.
- Ito K. Egg-size and -number variations related to maternal size and age, and the relationship between egg size and larval characteristics in an annual marine gastropod, *Haloa japonica* (Opisthobranchia, Cephalaspidea) // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1997. V. 152. P. 187–195.
- Kobayashi S. Reproductive ecology of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan): a review // Japanese Journal of Benthology. 1999. V. 54. P. 24–35.
- Kobayashi S. Fecundity of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan) // Benth. Res. 2001. V. 1. P. 1–7.
- Kobayashi S. Process of maturity and reproduction of female Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan) // Crust. Res. 2003a. V. 32. P. 32–44.
- Kobayashi S. Process of growth, migration, and reproduction of middle- and large-sized Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (de Haan) in a Small River and its Adjacent sea coast // Benth. Res. 2003b. V. 58. № 2. P. 15–28.
- Kobayashi S., Matsuura S. Occurrence pattern and behavior of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* De Haan in the marine environment // Benth. Res. 1994. V. 46. P. 49–58.
- Kobayashi S., Matsuura S. Egg development and variation of egg size in the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) // Benth. Res. 1995a. V. 48. P. 29–39.
- Kobayashi S., Matsuura S. Reproductive ecology of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (De Haan) in its marine phase // Benth. Res. 1995 b. V. 49. P. 15–@.
- Kobayashi S., Matsuura S. Maturation and oviposition in the Japanese mitten crab *Eriocheir japonicus* (de Haan) in the relation to their downstream migration // Fish. Scie. 1995c. V. 61. P. 766–775.
- Kuris A.M. A review of patterns and causes of crustacean brood mortality: In Crustacean egg production (ed. A. Wenner and A. Kuris), Crustacean Issues. V. 7. Rotterdam: A.A. Balkema. 1991. P. 117–141.
- Lara L.R., Wehrmann I.S. Reproductive biology of the freshwater shrimp *Macrobrachium carcinus* (L.) (Decapoda: Palaemonidae) from Costa Rica, Central America // J. Crust. Biol. 2009. V. 29(3). P. 343–349.
- Lardies M.A., Wehrmann I.S. Latitudinal variation in the reproductive biology of *Betaeus truncatus* (Decapoda: Alpheidae) along the Chilean coast // Ophelia. 2001. V. 55. P. 55–67.
- Lee C.S., Kho C.S. Study on the reproductive ecology of the crab, *Eriocheir japonicus* De Haan // Bull. Nat. Fish. Res. Dev. Agency. 1993. V. 47. P. 133–144.
- Lovrich G.A., Romero M.C., Tapella F., Thatje S. Distribution, reproductive and energetic conditions of decapod crustaceans along the Scotia Arc (Southern Ocean) // Sci. Mar. 2005. V. 69. P. 183–193.
- Oh C.W., Hartnoll R.C. Size at sexual maturity, reproductive output and seasonal reproduction of *Philocheirus trispinosus* (Decapoda) in Port Erin Bay, Isle of Man // J. Crust. Biol. 1999. V. 19. P. 252–259.
- Penha-Lores G., Torres P., Macia A., Paula J. Population structure, fecundity and embryo loss of the sea grass shrimp *Latreutes pymoeus* (Decapoda: Hippolytidae) at Inhaca Island, Mozambique // J. Mar. Biol. Ass. UK. 2007. V. 87. P. 879–884
- Stearns S.C. The evolution of life histories. Oxford: Oxford Univ. Press. 1992. 264 p.
- Stearns S.C. Life history evolution: successes, limitations, and prospects // Naturwissenschaften. 2000. V. 87. S. 476–486.
- van den Brink A.M. Reproduction in crab: strategies, invasiveness and environmental influences thereon // PhD thesis. Wageningen University. Wageningen. The Netherlands/ 2013/ 164 p. ISBN: 978-94-6173-523-2.
- Woolthead A.S., Calow P. Energy partitioning strategies during egg production in semelparous and iteroparous triclads // J. Animal Ecol. 1979. V. 48. P. 491–499.

## Fertility and Embryonic Mortality Level of the Japanese Mitten Crab *Eriocheir japonica* (Crustacea: Decapoda: Varunidae) in Primorye

M. V. Kalinina

Pacific Scientific Research Fisheries Center, per. Shevchenko 4, Vladivostok, 690950 Russia  
e-mail: kalininamv@tinro.ru

Received January 22, 2015; in final form, June 18, 2015

Reproductive biology of the Japanese mitten crab *Eriocheir japonica* (de Haan, 1835) was studied in the northern part of its habitat. It was revealed that *E. japonica* from the water bodies of Primorye, in contrast to crabs in the central part of the habitat on the Japanese Islands, lays fewer eggs in the first clutch, does not have direct dependence between the size-weight characteristics of females and the number of eggs in the third clutch, and shows higher level of embryonic mortality. The loss of eggs during the embryonic period in each of three sequentially laid clutches was 16, 34, and 52%, respectively (28% in total during the period of reproduction). Fecundity was approximately 43%. It was registered that the specifics of reproductive biology of *E. japonica* (monocyclicly, prolonged period of reproduction, portion spawning, indirect embryonic development, high fertility, relatively small and yolk enriched eggs, pelagic planktotrophic larva, high level of energy costs on reproduction, egg bearing on the pleopods, high level of embryonic mortality), an intermediate strategist, is in a good agreement with its life strategy, thereby enabling this species to realize its reproductive potential in the northern part of the habitat.

**Keywords:** Japanese mitten crab, oviparous females, fertility, embryonic mortality, energy costs, reproductive strategy